

Les articulations du pédoncule des Hyocrinidae  
(Échinodermes, Crinoïdes pédonculés) :  
intérêt systématique et conséquences

par Michel Roux \*

**Résumé.** — Les articulations du pédoncule des différentes espèces connues de la famille des Hyocrinidae (Échinodermes, Crinoïdes pédonculés) ont été observées au microscope électronique à balayage. Leurs caractères permettent de confirmer l'appartenance de cette famille à l'ordre des Cyrtocrinida dont la plupart des représentants sont fossiles. Les bases d'une révision systématique sont proposées. Elles amènent à redistribuer les différents genres entre les deux sous-familles : Calamoerinae (*Calamocrinus*, *Ptilocrinus* et *Anachalypsicrinus*) et Hyocerinae (*Hyocrinus* — *Gephyrocrinus* inclus — et *Thalassocrinus*). La biogéographie des espèces incite à souligner le rôle de l'isolement géographique au cours de l'évolution des deux sous-familles et à avancer l'hypothèse d'une migration vers le Pacifique oriental, à partir de l'extrémité occidentale de la Mésogée à la faveur de communications entre les deux océans (probablement au Crétacé Supérieur).

**Abstract.** — The morphology of the stalk-joints into the family Hyocerinae (Echinodermata, Stalked Crinoidea) is observed with a scanning electronic microscope. Its characteristics permit to confirm this family belongs to the order Cyrtocrinida. A systematic review suggests two separate subfamilies with the following distribution of the genera : Calamoerinae (*Calamocrinus*, *Ptilocrinus* and *Anachalypsicrinus*) and Hyocerinae (*Hyocrinus* — included *Gephyrocrinus* — and *Thalassocrinus*). A strong biogeographical isolation of the genera belonging to each subfamily appears with its consequences about speciation. It suggests the hypothesis of a migration from the western part of the Mesogea to the eastern part of the Pacific ocean, probably during the Upper Cretaceous.

---

INTRODUCTION

Depuis la récolte du premier spécimen de Hyocrinidae par le « Challenger » (WYVILLE-THOMSON, 1876 ; CARPENTER, 1884), et au fur et à mesure de la découverte de nouvelles espèces, des hypothèses très diverses furent émises concernant les affinités de ces Crinoïdes pédonculés. Les discussions ont été fondées sur les caractères morphologiques externes du squelette et particulièrement sur l'organisation de la coupe dorsale et de la couronne de bras. Seul, A. AGASSIZ (1892) fournit une description détaillée des articulations du pédoncule.

\* Laboratoire de Paléontologie, Université de Paris-Sud, Bât. 504, 91405 Orsay-Cedex, et Laboratoire associé au CNRS, n<sup>o</sup> 11.

Adresse actuelle : Centre océanologique de Bretagne (CNEXO), Département d'Études océanographiques, B.P. 337, 29273 Brest Cédex.

Il manquait donc une importante source d'information, compte tenu de l'intérêt systématique des caractères des facettes articulaires des columnales révélé récemment chez les autres groupes de Crinoïdes pédonculés actuels.

J'ai donc examiné au microscope électronique à balayage des fragments de pédoncule appartenant à chaque genre de Hyocrinidae, exception faite de *Calamocrinus* pour lequel les informations sont tirées du mémoire de A. AGASSIZ.

Je tiens à remercier vivement tous ceux qui m'ont permis de réunir le matériel nécessaire à cette étude : Miss A. M. CLARK (British Museum, Natural History), G. CHERBONNIER (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), D. L. PAWSON (Smithsonian Institution, Washington), G. TESTA (Musée océanographique, Monaco). Les clichés pris au microscope électronique à balayage ont été réalisés grâce à la collaboration de Mmes GUILLAUMIN et ANDRÉ (Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris) et RAGUIDEAU (Laboratoire de Paléontologie, Orsay). Miss A. M. CLARK m'a fait part d'intéressantes remarques qui m'ont été particulièrement utiles lors de la mise au point du manuscrit ; je lui en suis particulièrement reconnaissant.

## I. DESCRIPTION DES ARTICULATIONS DU PÉDONCULE

### REMARQUES GÉNÉRALES

La description morphologique et microstructurale qui suit utilise la terminologie des mises au point récentes (MOORE, JEFFORD et MILLER, 1968 ; ROUX, 1974).

Le pédoncule des Hyocrinidae est homéomorphe. L'aspect externe des columnales varie peu, sauf dans la partie la plus proximale où une tendance hétéromorphe apparaît souvent. Totalement dépourvu de cirre, le pédoncule est fixé au substratum par un disque encroûtant distal.

Deux principaux types d'articulation ont été rencontrés : les symplexies et les syzygies.

Les symplexies possèdent un crénularium multiradié. Celui-ci comporte plusieurs unités crénulaires, composées chacune de 1 à 3 créneaux auxquels correspond un nombre semblable de fossettes. Généralement, deux unités crénulaires sont séparées par une plage couverte d'un réseau synostosal. Entre le crénularium et le lumen se développe, le plus souvent, une aréola constituée par un réseau régulier limitant des microgaleries paraxiales (réseau  $\alpha$ ). La plupart des symplexies se localise dans la moitié proximale du pédoncule.

Les syzygies caractérisent les articulations distales. Leur relief est faible. Les crénulations sont souvent irrégulières et peu différenciées du point de vue microstructural. Elles s'ordonnent, toutefois, selon un dispositif général multiradié. Au centre de la facette, l'organisation symplexiale juvénile est décelable : il s'agit donc de syzygies secondaires correspondant à une certaine ankylose des articulations.

Dans tous les cas examinés, il apparaît clairement que les columnales et particulièrement les facettes articulaires subissent d'importantes modifications au cours de leur ontogénèse. La diversité morphologique des articulations sur un même pédoncule homéomorphe mérite d'être soulignée.

Ces modifications sont en rapport avec une plus ou moins grande souplesse des articulations. La souplesse maximale est réalisable dans la moitié proximale du pédoncule. Elle s'accompagne souvent de l'apparition d'un des deux caractères suivants :

— soit de puissantes fibres collagènes se regroupent autour du canal axial et empruntent de grosses mailles qui se distinguent du reste du réseau  $\alpha$  de l'aréola. Ce dernier peut, apparemment, ne plus être fonctionnel car il se recouvre souvent d'un réseau synostosal (pl. III, 5 et 6).

— soit un périlumen constitué de réseau synostosal (pl. II, 3) se différencie, légèrement en relief, pour jouer le rôle d'un pivot axial. Les fibres collagènes paraxiales sont alors localisées entre le érénularium et le périlumen, et semblent parfois former des faisceaux plus ou moins isolés les uns des autres.

Le second caractère facilite le plus l'amplitude des mouvements, même lorsque l'articulation joue plus ou moins en compression. Le premier caractère ne favorise la souplesse que lorsque l'articulation est en extension ; en compression, elle-ci se bloque et assure la rigidité du pédoneule. Les articulations distales (notamment les syzygies) ne sont plus fonctionnelles.

MACURDA et MEYER (1976), se référant à une photographie publiée par HEEZEN et HOLLISTER (1971), pensent que *Ptilocrinus* est un animal rhéophile comme la plupart des erinoïdes pédoneulés. C'est probablement aussi le cas des autres Hyoerinidae. J'ai pu examiner les originaux<sup>1</sup> de deux élichés réalisés par l'expédition Famous sur la rive médio-atlantique au sud-ouest des Açores (ARCYANA, 1978). On y observe une grande espèce de Hyoerinidae (très probablement *A. nefertiti*) fixée sur le substratum rocheux par le disque énéroûtant qui termine le pédoneule, et élevant sa couronne au-dessus du fond grâce à la portance développée à la faveur d'un courant. Les bras et les pinnules sont largement étalés pour filtrer les particules nutritives. Ce mode de sustentation amène les articulations du pédoneule à jouer en extension. Les possibilités de souplesse sont ainsi accentuées, notamment dans la partie proximale du pédoneule. Toutefois, je pense que l'important développement du réseau synostosal sur les faettes de la plupart des symplexies indique qu'elles jouent probablement souvent en compression (en dehors des plus proximales d'entre elles).

En effet, ce type de réseau ne s'étend que dans les zones où les faettes des deux colonnales adjacentes sont en contact. Les courants dans lesquels vivent la plupart des Hyoerinidae seraient donc de vitesse assez faible pour ne pas exercer une tension importante sur le pédoneule.

Le pédoneule des Hyoerinidae est le seul cas parmi les erinoïdes actuels où j'ai observé une relative importance du réseau synostosal dans des symplexies fonctionnelles. Habituellement, ce type de stéréome caractérise plutôt les articulations ankylosées (ROUX, 1974).

#### 1. *Gephyrocrinus grimaldii* Koehler et Bather, 1902 (pl. I, 1-6)

MATÉRIEL : Campagne 1973 de la « Thalassa » dans le golfe de Gascogne, station Z. 452 (cf. ROUX, 1977), collection du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, Zoologie, section Échinodermes.

Un pédoneule a été entièrement dissocié, ce qui a permis l'examen de l'évolution des faettes articulaires du côté proximal (columnales les plus jeunes) au côté distal (columnales

1. Je remercie M. SIBUET (C.O.B., CNEXO) qui m'a aimablement communiqué ces documents.

les plus âgées). Les columnales présentent toujours des facettes et un lumen de forme circulaire.

Dans la portion proximale du pédoncule, le diamètre du lumen représente environ  $1/4$  du diamètre de la facette. Le crénularium peu développé se situe à la périphérie. Les unités crénulaires (au nombre de 6 ou 7) ne sont pas encore bien différenciées ; leur emplacement est marqué par un réseau synostosal. Le réseau de l'aréola occupe l'essentiel de la surface articulaire.

Vers la partie médiane du pédoncule, les facettes articulaires prennent un aspect typique. Le nombre des unités crénulaires se fixe à 6, chacune comprenant deux créneaux bien développés. Les plages de réseau synostosal intercrénulaire sont en relief sur une moitié de la facette, et en creux sur l'autre. Elles ne se distinguent que faiblement du reste du stéréome de la facette.

Les articulations distales se caractérisent par un lumen dont le diamètre est le dixième du diamètre de la facette, et par le développement d'un crénularium syzygial, grossièrement multiradié, parfois assez peu ordonné. Les facettes tendent à devenir planes. Elles sont couvertes d'un réseau syzygial à mailles relativement petites.

### 2. *Hyocrinus bethellianus* Wyville-Thomson, 1876 (pl. II, 1 et 2)

MATÉRIEL : Holotype conservé au British Museum. Ce spécimen est malheureusement presque entièrement disloqué. Deux columnales distales et deux columnales semblant appartenir à la partie médiane du pédoncule ont été examinées.

Les syzygies distales sont très proches de celles de *G. grimaldii*. Elles s'en distinguent toutefois par une plus grande irrégularité du dispositif multiradié. Les symplexies médianes présentent 6 ou 7 unités crénulaires comportant chacune un seul créneau faiblement développé. Comme chez *G. grimaldii*, les mailles du réseau  $\alpha$  de l'aréola ont une taille semblable à celle des mailles du reste de la facette. Toutefois, ici, elles peuvent être légèrement plus larges sur le pourtour du lumen. Ce dernier garde une forme pentagonale.

### 3. *Thalassocrinus pontifer* A. H. Clark, 1911 (pl. II, 3-6)

MATÉRIEL : Holotype conservé à l'U.S. National Museum. Le pédoncule étant dissocié en plusieurs fragments, j'ai pu prélever des columnales à plusieurs niveaux à l'exception du niveau le plus proximal.

La columnale la plus proximale examinée est située à environ 15 mm de la base de la coupe dorsale. Sa section est hexagonale. Son lumen est pentagonal et de diamètre correspondant environ à  $1/5$  du diamètre de l'ossicule. Les facettes articulaires présentent six unités crénulaires bien développées possédant chacune deux ou trois créneaux. Un périlumen, en relief par rapport à l'aréola, se différencie nettement grâce au développement d'un réseau synostosal. L'aréola est subdivisée en six lobes.

Sur les articulations de plus en plus distales, les unités crénulaires (toujours au nombre de 6) deviennent plus irrégulières tandis que les plages de réseau synostosal intercrénulaire se développent, et que le périlumen s'estompe. La section des columnales est maintenant circulaire.

Distalement, la symplexie se transforme en syzygie dont le érenularium multiradié garde une disposition bien régulière. L'aspect général de la facette reste, toutefois, très proche de celui des facettes distales des deux espèces précédentes. Le diamètre du lumen ne représente plus que  $1/10$  du diamètre de l'ossicule.

4. *Anachalypsicrinus nefertiti* A. M. Clark, 1973 (pl. III, 1-4)

MATÉRIEL : Série type conservée au British Museum. Les columnales des parties distales de deux paratypes ont été prélevées et examinées.

Seules, les articulations les plus distales observées sont des syzygies, mais au centre apparaît encore nettement l'organisation symplexiale juvénile. Les autres articulations sont des symplexies et montrent des facettes avec un érenularium régulièrement multiradié dans lequel les unités érenulaires ne sont pas nettement individualisées. On les distinguerait probablement mieux sur des articulations plus proximales. Leur nombre semble toujours supérieur à 6 (souvent 9 ou 11). Au centre, l'aréola est soulignée par un réseau à mailles nettement plus larges. Le lumen est subcirculaire, pentagonal ou même parfois étoilé. Son diamètre n'est pas inférieur à  $1/7$  du diamètre de la facette. Dans un cas, une symmorphie marquée d'une partie de l'articulation a été notée.

5. *Ptilocrinus antarcticus* Bather, 1908 (pl. IV, 1-6)

MATÉRIEL : Paratype conservé au British Museum. Seules des columnales médianes et distales ont été prélevées et examinées.

Les facettes des articulations médianes montrent un lumen dont le diamètre atteint presque  $1/3$  de celui de l'ossicule. Le érenularium comporte une douzaine d'unités érenulaires possédant chacune 1 ou 2 créneaux. Les plages de réseau synostosal intercrénulaire sont bien développées dans le tiers externe. Le pourtour du lumen est souligné par un réseau synostosal à mailles plus larges. Sur une moitié de la facette, l'aréola est marquée par des dépressions intercrénulaires situées à mi-distance du lumen et du bord externe. Chacune d'elles doit correspondre au passage d'un faisceau de fibres collagènes paraxiales.

Les articulations distales présentent des facettes régulièrement multiradiées sans unités érenulaires individualisées. Le diamètre du lumen représente le  $1/4$  du diamètre de l'ossicule. L'aréola centrale se distingue par son réseau à mailles plus larges. La symplexie ne semble pas ici se transformer en une syzygie typique. Le seul signe d'ankylose de l'articulation est le développement d'un réseau syzygial méandrique à l'emplacement de l'aréola des facettes les plus distales.

6. *Ptilocrinus pinnatus* A. H. Clark, 1907 (pl. V, 1-6)

MATÉRIEL : Paratype conservé au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Seule la moitié proximale du pédoncule est présente ; les columnales examinées (les plus distales du spécimen) ont donc une position médiane.

Les facettes articulaires possèdent 8 unités érenulaires avec chacune un créneau bien développé sur la moitié externe du rayon. Le réseau synostosal des plages intercrénulaires

occupe l'essentiel de la surface. Au centre, le réseau de l'aréola se distingue par la plus grande largeur de ses mailles. Le diamètre du lumen mesure environ 1/6 du diamètre de l'ossicule.

7. *Ptilocrinus brucei* Vaney, 1939 (pl. III, 5 et 6)

MATÉRIEL : Paratype conservé au British Museum. Le pédoncule n'est pas complet, il manque la portion la plus distale. La columnale prélevée et examinée se situe probablement au-delà de la partie médiane vers le côté distal.

Le lumen est relativement large (presque 1/3 du diamètre de l'ossicule). Il est entouré par un réseau  $\alpha$  à grosses mailles dont la lumière est triangulaire ou quadrangulaire. Il existe 9 unités crénulaires (avec chacune un créneau nettement moins allongé que chez *P. pinnatus*), séparées par des plages nettes de réseau synostosal. La bordure externe de la facette montre un début d'évolution syzygiale. Il semblerait donc que les articulations les plus distales puissent être des syzygies typiques.

De toute évidence, les symplexies de *P. brucei* sont beaucoup plus proches de celles de *P. pinnatus* que de celles de *P. antarcticus*.

8. *Calamocrinus diomedae* Agassiz, 1890

Description d'après le mémoire de A. AGASSIZ (1892), dont le détail des croquis met en évidence les caractères microstructuraux des columnales.

Dès les premières columnales, se développent 14 à 16 unités crénulaires présentant chacune un créneau. L'aréola se distingue nettement par un réseau à mailles larges. Le lumen, pentagonal chez les toutes premières columnales, semble devenir rapidement circulaire. Son diamètre n'excède pas 1/8 du diamètre de l'ossicule.

Dans la partie médiane du pédoncule, la symplexie présente un crénularium multi-radié au sein duquel il n'est plus possible de distinguer nettement les unités crénulaires.

TABLEAU I. — Caractères des articulations du pédoncule.

ESPÈCES	ARTICULATIONS MÉDIANES (symplexies)						ARTICULATIONS DISTALES			
	Lumen		Péri-lumen individualisé	Mailles de l'aréola (2)	Unités crénulaires		Lumen		Nature	Symétrie multiradiée
	Taille (1)	Forme			Nombre par facette	Nombre créneaux par unité	Taille (1)	Forme		
<i>G. grimaldii</i>	1/4 D	Rond	Absent	Même taille	6	2	1/10 D	Rond	Syzygie	Assez irrégulière
<i>H. bethellianus</i>	1/5 D	Pentagonal	Absent	Même taille	6 (?)	1	1/8 D	Rond	Syzygie	Irrégulière
<i>T. pontifer</i>	1/5 D	Pentagonal	Présent	Même taille	6	2 - 3	1/10 D	Rond	Syzygie	Très régulière
<i>A. nefertiti</i>	?	Pentagonal	?	Plus larges	9 - 11	3 ?	1/7 D	Pentagonal étoilé	Symplexie ou Syzygie	Régulière
<i>P. antarcticus</i>	1/3 D	Rond	Absent	Même taille ou plus larges	11 - 12	1 - 2	1/4 D	Rond	Symplexie	Régulière
<i>P. pinnatus</i>	1/6 D	Rond	Absent	Plus larges	8	1	?	?	?	?
<i>P. brucei</i>	1/3 D	Rond	Absent	Plus larges	9	1	?	?	Syzygie ?	?
<i>C. diomedae</i>	1/8 D	Rond	Absent ?	Plus larges	14 - 16	1	1/15 D	Rond	Syzygie	Assez régulière

(1) : en fraction du diamètre de l'ossicule (D) ; (2) : taille relative par rapport aux mailles du stéréome du reste de la facette.

Il est possible qu'un périlumen s'individualise parfois, mais les figures d'AGASSIZ ne sont pas assez claires pour l'affirmer.

Distalement, les faibles érénulations syzygiales tendent à envahir l'ensemble de la facettc. Les dernières articulations sont des syzygies typiques dont les érénulations fines et serrées ont une disposition multiradiée assez régulière.

## II. CONSÉQUENCES SYSTÉMATIQUES

GISLEN (1939) a donné une excellente revue critique des opinions divergentes qui se sont exprimées sur les affinités des Hyocerinidae. Il conclut en soulignant leurs caractères communs avec les Eugeniocrinidae, les Holopodidae et les Plicatocrinidae, trois familles de l'ordre des Cyrtocrinida.

Récemment, RASMUSSEN (1978) a placé les Hyocerinidae dans un sous-ordre nouveau (Hyocerinina) au sein de l'ordre des Millericrinida. En fait, les caractères du pédoncule de ces erinoïdes renforcent, à mon sens, la validité des conclusions de GISLEN (1939).

Comme chez les Hyocerinidae, les facettes articulaires des Cyrtocerinida fossiles ne s'ordonnent jamais selon une symétrie pentaradiée contrairement aux autres ordres de crinoïdes pédonculés post-triasiques. La présence d'unités crénulaires comparables à celles décrites plus haut n'est connue après le Trias que chez les Cyrtocerinida. DE LORIOU (1884) a figuré des coloniales de formes jurassiques aux facettes très semblables à celles des Hyocerinidae : par exemple au Lias celles de *Cyclocrinus amalthei* (pl. 122, fig. 1 à 23) ou de *Cyclocrinus hausmanni* (pl. 123, fig. 1 à 10) et, au Jurassique supérieur, celles attribuées à *Eugeniocrinus quenstedti* (pl. 16, fig. 1 à 15).

De plus, les facettes syzygiales de plusieurs espèces de *Cyclocrinus* sont très proches des syzygies distales de *Hyocerinus* ou de *Gephyrocrinus*. J'ai examiné en lames minces la microstructure des coloniales de *Cyclocrinus amalthei* provenant du Lias de May-sur-Orne et appartenant à la collection du Laboratoire de Géologie de l'Université de Caen<sup>1</sup>. Plusieurs caractères décrits ici chez les Hyocerinidae s'y retrouvent : mailles du réseau aréolaire plus grosses sur le pourtour du canal axial et réseau synostosal intercrénulaire notamment. De nombreuses espèces fossiles ne sont connues que par leurs coloniales et sont regroupées par convention sous le nom générique de *Cyclocrinus*. C'est peut-être parmi ces formes que se situent les anêtres jurassiques des Hyocerinidae actuels. L'excellente révision des Cyrtocerinida présentée par ARENDT (1974) laisse malheureusement peu de place à l'étude des articules du pédoncule. Celle-ci sera indispensable au progrès de nos connaissances sur l'origine des Hyocerinidae. Toutefois, il me paraît difficile d'en faire les descendants directs d'une des familles jurassiques. Les Plicatocrinidae semblent s'éteindre à la fin du Jurassique et les Eugeniocrinidae ne survivent pas à la crise importante qui touche les Cyrtocerinida au milieu du Crétacé. Ces derniers ont, d'ailleurs, une morphologie externe très différente de celle des Hyocerinidae.

L'appartenance de la famille des Hyocerinidae à l'ordre des Cyrtocerinida me paraît maintenant démontrée même si ses relations phylétiques avec les familles uniquement fossiles restent assez obscures.

1. Je remercie M. RIOULT qui m'a aimablement prêté ce matériel pour étude.

A. M. CLARK (1973) a proposé de distinguer deux sous-familles de Hyocrinidae : celle des Calamoeriniinae ne comprendrait que le genre *Calamoerinus* ; celle des Hyocrininae regrouperait tous les autres genres. Les principaux caractères du calice et de la couronne pris en compte pour isoler le genre *Calamoerinus* sont, d'une part, l'existence de cinq basales bien distinctes et, d'autre part, la division des bras.

Le degré de soudure des basales entre elles est un caractère qui me paraît d'un usage délicat en systématique, comme je l'ai souligné à propos des Bathycrinidae (Roux, 1977). Les cinq sutures distinctes (*Calamoerinus*) ou leur disparition complète (*Ptilocrinus*, *Gephyrocrinus*) ne me semblent pas avoir une différence significative au-dessus du niveau générique. En revanche, la persistance de seulement trois sutures (*Anachalypsicrinus*, *Hyocrinus*, *Thalassocrinus*) mérite plus d'attention. Le phénomène est en effet bien connu chez les crinoïdes paléozoïques. Mais les précisions fournies par A. M. CLARK (1973) indiquent clairement que l'emplacement relatif des trois sutures restantes varie d'un spécimen à l'autre. Il ne s'agit donc pas d'un dispositif constant. Tout se passe comme si les basales s'unissaient deux à deux de manière variable. Il peut donc s'agir d'un stade évolutif intermédiaire entre la séparation originelle des basales et leur soudure complète.

Tableau II. — Organisation des bras chez les Hyocrinidae.

ESPECES	ARTICULATIONS DES BRAS	PREMIERE PINNULE
<u>G.grimaldii</u>	1 + 2 3 4 5 + 6..... (A)	IBr 4
<u>H.bethellianus</u>	1 + 2 3 + 4 5 + 6.....ou 1 + 2 3 4 + 5 6 + 7 + 8.... (B)	IBr 5 ou 6
<u>T. pontifer</u>	1 + 2 3 4 + 5 6 + 7.....	IBr 5
<u>C. diomedae</u>	1 + 2 3 4 5 + 6 ..... (R)	IBr 4
<u>P. pinnatus</u>	1 + 2 3 4 5 + 6 .....	IBr 4
<u>P. brucei</u>	1 + 2 3 4 5 + 6 .....	IBr 4
<u>P.antarcticus</u>	1 + 2 3 4 5 + 6 ..... (A)	IBr 4
<u>A. nefertiti</u>	1 + 2 3 4 + 5 6.....	IBr5

(A) : cas de ramification brachiale signalés ; (B) : pinnules peu différentes de ramifications brachiales ; (R) : bras généralement ramifiés.

L'organisation des bras (tabl. II) et la distribution des articulations non musculaires est un caractère généralement important pour la définition d'un genre de crinoïde. En revanche, il n'est pas constant au sein d'une famille ou d'une sous-famille. La position de la première pinnule est liée à l'emplacement des articulations non musculaires, puisque dans un couple de brachiales unies par synostose c'est toujours la pièce épisyntostale qui porte une pinnule. Les différences, de ce point de vue, entre les deux spécimens connus



de *H. bethellianus* (voir plus bas) en sont une excellente démonstration. La variation de situation de la première pinnule doit donc porter sur plusieurs brachiales pour devenir significative.

Pour tous ces caractères de morphologie externe, nous ne disposons le plus souvent que de trop peu de spécimens pour avoir une idée de l'ampleur de la variabilité intraspécifique. Toutefois, quelques cas indiquent qu'elle est plus ou moins importante selon les espèces. Le spécimen de *H. bethellianus* décrit par DODERLEIN (1912) diffère du type du « Challenger » sur plusieurs bras par la distribution des articulations non musculaires et le

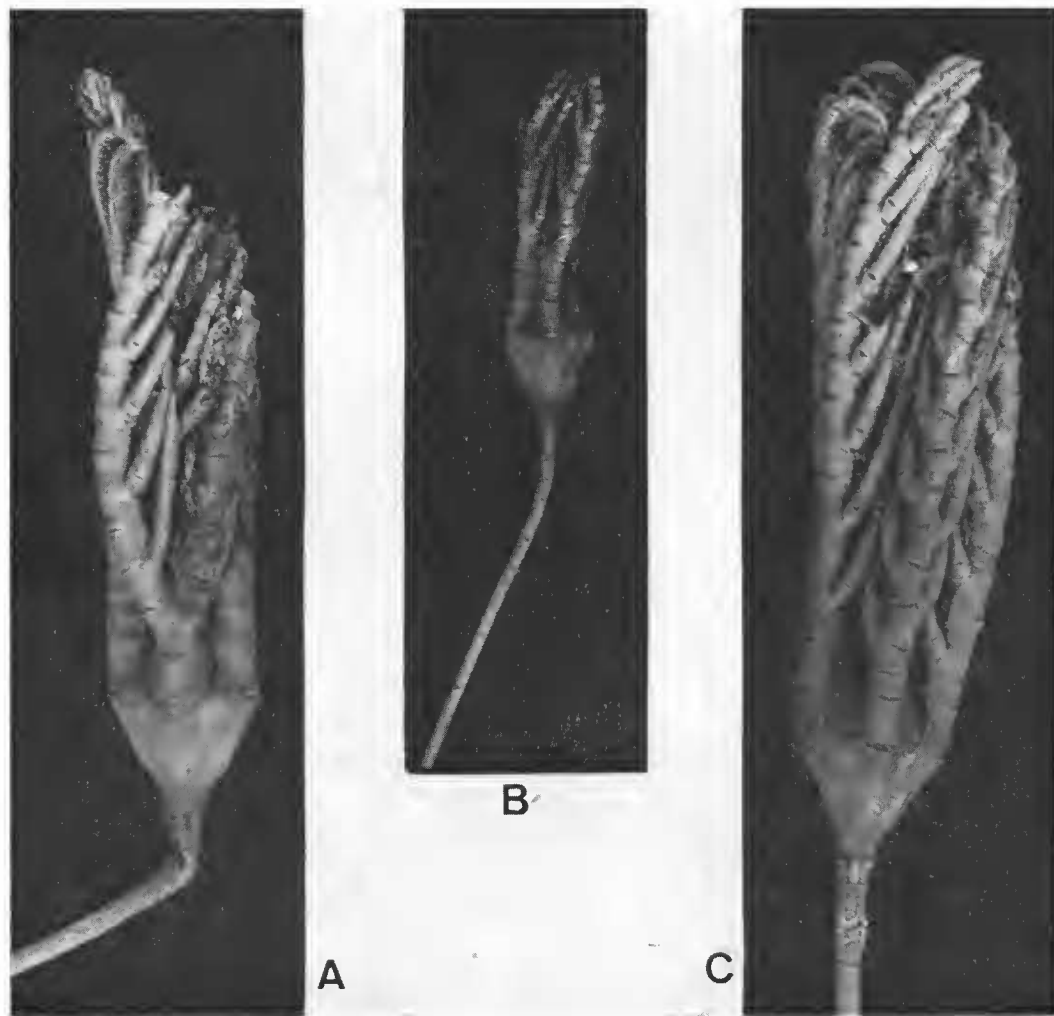


FIG. 1. — *Gephyrocrinus grimaldii*, spécimens recueillis par la « Thalassa » dans le golfe de Gascogne. A, spécimen le plus robuste, possédant un cas de division brachiale ( $\times 3$ ); B, jeune spécimen dont les pinnules sont souvent peu différentes de divisions brachiales ( $\times 3$ ); C, spécimen adulte, normalement développé ( $\times 3$ ). On notera la variabilité sensible de l'évasement de la coupe dorsale.

niveau d'insertion de la première pinnule (1 + 2 3 4 + 5 ... au lieu de 1 + 2 3 + 4 5 + 6 ...). Par ailleurs, au sein de la douzaine de spécimens de *G. grimaldii* que j'ai examinés (collections recueillies par la « Princesse Alice » et par la « Thalassa »), l'organisation de la partie proximale des bras est un caractère constant. Seul un jeune spécimen présente un bras en cours de régénération à partir de IBr1 dont toutes les articulations sont encore musculaires. Le spécimen le plus gros recueilli par la « Thalassa » (fig. 1) montre un cas de ramification au niveau de IBr3 selon le mode :

$$1 + 2 \ 3 \text{ ax} \left\{ \begin{array}{l} 1 + 2 \ 3 + 4 \dots \\ 1 \ 2 + 3 \dots \end{array} \right.$$

Ce dispositif semble issu de : 1 + 2 3 4 5 + 6 ..., avec transformation en bras de la pinnule 3. Il ne semble pas s'agir d'un accident de régénération. La possibilité de ramification des bras n'est donc pas un phénomène propre à *C. diomedae*. Une tendance dans ce sens a été notée par JOHN (1937) chez *Ptilocrinus*. L'importance de ce fait a été soulignée par GISLEN (1939). On remarquera aussi que la pinnulation, qui est bien développée et régulière chez *Ptilocrinus* ou *Anachalypsicrinus*, est apparemment plus fruste chez *Hyocrinus* et *Gephyrocrinus*. Dans la moitié distale des bras de *G. grimaldii*, les pinnules ne se différencient pas de ramifications brachiales. Les pinnules de *H. bethellianus* sont peu différentes des bras. Les photographies de DODERLEIN (1912, pl. II) montrent que l'apparent allongement des segments pinnulaires pourrait résulter de la soudure de trois articles préexistants, homologues des trois brachiales unies par synostoses qui constituent les segments brachiaux au-delà de IBr6.

L'utilisation des caractères de la couronne et du calice est donc insuffisante pour clarifier la classification des genres de Hyocrinidae. Toutefois, rien qu'une comparaison sommaire des espèces avait suggéré des affinités marquées, d'une part, entre *Hyocrinus*, *Gephyrocrinus* et *Thalassocrinus* (KOEHLER et BATHER, 1902 ; CLARK, 1911), d'autre part, entre *Calamocrinus*, *Ptilocrinus* (GISLEN, 1939) et, à mon avis, *Anachalypsicrinus*. L'aspect général de ce dernier genre me paraît très proche de celui des *Ptilocrinus*.

Les articulations du pédoncule (tabl. I) confirment les fortes affinités entre *Hyocrinus*, *Gephyrocrinus* et *Thalassocrinus*. La symétrie radiaire d'ordre 6 (plus souvent 7) est un caractère assez constant. *Thalassocrinus* se différencie assez nettement des deux autres genres par l'aspect de ses unités crénelaires et la présence d'un périlumen au niveau des symplexies proximales. Les symplexies et les syzygies de *Hyocrinus* et *Gephyrocrinus* ont des caractères si proches que je propose de ne reconnaître qu'un seul genre (*Hyocrinus*) et de reléguer *Gephyrocrinus* au rang de sous-genre. De même, *Anachalypsicrinus*, *Calamocrinus* et *Ptilocrinus* possèdent des articulations du pédoncule qui se distinguent très bien de celles des genres précédents, notamment par leurs symplexies multiradiées dont l'ordre de la symétrie est toujours supérieur à 7. La morphologie des facettes articulaires est assez différente d'une espèce à une autre au sein du genre *Ptilocrinus*.

Je laisse toutefois *Anachalypsicrinus* dans une position systématique incertaine. A. M. CLARK (1973) a fort justement souligné les caractères communs entre ce genre et *Thalassocrinus* sur lesquels je reviendrai plus bas. Il s'agit d'un problème de hiérarchisation des caractères. Si, à la suite de A. M. CLARK, la prédominance est donnée aux caractères de la couronne et du cercle de basales, *Anachalypsicrinus* est à placer parmi les Hyocrininae. Si, comme je le pense, les caractères des articulations du pédoncule sont prioritaires

en vue de la distinction des deux sous-familles, *Anachalypsicrinus* se situe au sein des Calamocrininae. L'attribution d'un genre aux caractéristiques intermédiaires à l'une ou l'autre des deux sous-familles reste inévitablement arbitraire.

En conséquence des remarques qui précèdent, je propose de redistribuer les genres de Hyocrinidae dans les deux sous-familles de la manière suivante :

— sous-famille Calamocrininae : *Calamocrinus*, *Ptilocrinus* et probablement *Anachalypsicrinus* ;

— sous-famille Hyocrininae : *Hyocrinus* (comprenant deux sous-genres : *Hyocrinus* et *Gephyrocrinus*) et *Thalassocrinus*.

Il sera nécessaire de redéfinir précisément les sous-familles en reprenant l'étude détaillée de la couronne de bras et du tegmen, ce qui exige de nouvelles récoltes. Je me contenterai ici d'une approche par le biais d'une clé de détermination des espèces de Hyocrinidae qui tente de suivre la hiérarchisation systématique et de prendre en compte à la fois les caractères de la couronne, du calice et du pédoncule :

1 — Diamètre du pédoncule toujours supérieur à 2 mm. Symplexies du pédoncule avec un nombre d'unités crénelaires supérieur à 7, et dont les mailles du stéréome de l'aréola sont plus larges que celles du reste de la facette. Tegmen bien développé, généralement au-delà de IBr 3..... Calamocrininae A. M. Clark, 1973.

1 — 1 — Symplexies du pédoncule comportant 14 à 16 unités crénelaires composées chacune d'un créneau. Coupe dorsale dont les cinq sutures entre les basales sont visibles. Articulations de la base des bras : 1 + 2 3 4 5 + 6... Bras divisés : IBr 10 ax. ou IBr 11 ax.. Première pinnule à IBr 4... *Calamocrinus* A. Agassiz, 1890.

Monospécifique : *C diomedae* A. Agassiz, 1890.

1 — 2 — Symplexies du pédoncule comportant entre 8 et 12 unités crénelaires. Division des bras exceptionnelle. Pinnulation régulière et bien développée.

1 — 2 — 1 — Symplexies du pédoncule à lumen pentagonal ou étoilé et avec 9 à 11 unités crénelaires composées chacune d'environ trois créneaux. Sutures 3 sutures entre les basales. Articulations de la base des bras : 1 + 2 3 4 + 5 6..... Première pinnule à IBr 5..... *Anachalypsicrinus* A. M. Clark, 1973.

Monospécifique : *A. nefertiti* A. M. Clark, 1973.

1 — 2 — 2 — Symplexies du pédoncule à lumen circulaire, avec un créneau (rarement deux) par unité crénelaire. Basales entièrement fusionnées. Articulations de la base des bras : 1 + 2 3 4 5 + 6 7..... Première pinnule à IBr 4..... *Ptilocrinus* A. H. Clark, 1907.

Espèce-type du genre : *P. pinnatus*.

— Symplexies du pédoncule avec 8 unités crénelaires bien développées et un lumen relativement étroit. Coupe dorsale nettement plus large que haute... *P. pinnatus* A. H. Clark, 1907.

— Symplexies du pédoncule avec 9 unités crénelaires et un lumen relativement large. Coupe dorsale nettement plus haute que large..... *P. brucei* Vaney, 1939.

— Symplexies du pédoncule avec 11 à 12 unités crénelaires et un lumen relativement large, aréola réduite à des dépressions circulaires intercrénelaires. Coupe dorsale souvent plus large que haute..... *P. antarcticus* Bather, 1908.

2 — Diamètre du pédoncule inférieur ou égal à 2 mm. Nombre d'unités crénelaires fixé à 6 (rarement 7) sur les symplexies des columnales où les mailles du stéréome de l'aréola ont sensiblement la même taille que celle des mailles du reste de la facette. Tegmen ne dépassant pas IBr 3, avec parfois une forte surélévation des gouttières nourricières par rapport aux zones interradiaires Hyocrininae A. M. Clark, 1973.

2 — 1 — Symplexies du pédoncule avec des unités crénelaires bien développées composées chacune de 2 à 3 créneaux et à lumen pentagonal. Syzygies distales du pédoncule présentant un

crénularium régulièrement multiradié. Articulations de la base des bras : 1 + 2 3 4 + 5 6 + 7 8 + 9..... Première pinnule à IBr 5. Pinnules bien différenciées des bras.....  
*Thalassocrinus* A. H. Clark, 1914.

Monospécifique : *T. pontifer* A. H. Clark, 1911.

2 — 2 — Symplexies du pédoncule avec des unités crénulaires composées chacune de moins de 3 créneaux. Syzygies distales à crénulations radiales irrégulières. Pinnules souvent peu différenciées de ramifications brachiales..... *Hyocrinus* Wyville-Thomson, 1876.

A : Symplexies du pédoncule au lumen souvent pentagonal et aux unités crénulaires composées chacune d'un seul créneau relativement peu développé. Largeur des IBr 1 inférieure au 1/3 de la largeur des radiales. Articulations de la base des bras : 1 + 2 3 + 4 5 + 6.... (première pinnule à IBr 6) ou 1 + 2 3 4 + 5 6 + 7 + 8.... (première pinnule à IBr 5).....  
II. (*Hyocrinus*) *bethellianus* Wyville-Thomson, 1876.

B : Symplexies du pédoncule avec un lumen généralement circulaire et des unités crénulaires composées chacune de 2 créneaux bien développés. Largeur des IBr 1 supérieure à la moitié de celle des radiales. Articulations de la base des bras : 1 + 2 3 4 5 + 6. Première pinnule à IBr 4.....  
II. (*Gephyrocrinus*) *grimaldii* (Koehler et Bather, 1902).

### III. BIOGÉOGRAPHIE ET ÉVOLUTION

Malgré le nombre réduit de spécimens recueillis, la répartition géographique des Hyocrinidae est susceptible d'amener d'intéressantes remarques.

Les données précises concernant les diverses récoltes sont dispersées dans de nombreuses publications. Il m'a donc semblé utile de les regrouper en signalant les principales sources d'informations (tabl. III ; fig. 2).

On remarque d'emblée que les Hyocrinidae ont une large répartition mondiale. Toutefois, ils n'ont jamais été signalés dans l'Atlantique occidental, dans le Pacifique central et dans le domaine arctique. Les Hyocrininae se rencontrent, d'une part, dans l'Atlantique oriental et central jusqu'au sud-ouest de l'océan Indien (genre *Hyocrinus*) et, d'autre part, dans le Pacifique occidental intertropical (genre *Thalassocrinus*). Cette distribution suggère, comme dans le cas des Pentacrinines (Roux, *sous presse*) un isolement géographique de deux stocks issus de la faune mésogéenne lors de la fermeture de la Téthys alpine et de l'ouverture de l'Atlantique depuis le Crétacé. Les Calamocrininae sont cantonnés sur la bordure orientale du Pacifique, à l'exception d'*Anachalypsicrinus* qui n'est connu que de la zone médiane de l'Atlantique nord. Ils sont inconnus dans l'Atlantique sud, dans l'océan Indien et dans le Pacifique occidental intertropical. Cette répartition de part et d'autre des Amériques est une particularité qui mérite d'être approfondie. La colonisation de la bordure orientale du Pacifique, poussée au sud jusqu'à l'arc de la Scotia et vers la Nouvelle-Zélande, par des formes venues de l'Atlantique est l'hypothèse la plus vraisemblable. Le phénomène a dû se produire à la faveur de communications qui ont pu exister au Crétacé supérieur entre le Pacifique et l'Atlantique occidental intertropical avant la fermeture de l'isthme de Panama (AUBOUIN, 1977). Les documents paléontologiques viennent à l'appui de cette origine atlantique. Le premier Hyocrinidae reconnu avec certitude provient du Crétacé terminal de la côte occidentale du Groenland. La columnale décrite par RASMUSSEN (1972) appartient incontestablement à un Calamocrininae et la morphologie de la facette articulaire est très voisine de celle des columnales de la partie médiane du pédoncule de *P. antarcticus*. D'autres

TABLEAU III. — Liste des stations où des spécimens de Hyocerinidae ont été récoltés ou signalés.

	Localisation	Profondeur	Nombre de spécimens	Sources et remarques
<u>Gephyrocrinus grimaldii</u>	27° 41' N - 17° 53' W	1786 m	1	KOEHLER (1909), type.
	32° 32' N - 17° 02' W	1968 m	2	KOEHLER (1909).
	48° 41' N - 10° 53' W à 48° 39' N - 10° 55' W	1420 à 1470 m	9	ROUX (1977) .
	1° 47' N - 24° 26' W	3350 m	1	fragment de pédoncule attribué d'abord à <u>Hyocerinus</u> (CARPENTER, 1884) puis à <u>G. grimaldii</u> (A.H. CLARK, 1915).
<u>Hyocerinus bethellianus</u>	46° 16' S - 48° 27' E	2926 m	1	CARPENTER (1884), type .
	63° 16' S - 57° 51' E	4636 m	1	DODERLEIN (1912).
<u>Thalassocrinus pontifer</u>	1° 55' S - 127° 42' E	2272 m	1	A.H. CLARK (1915), type.
	5° 51' N - 145° 13' E	4190 m	1	fragment de pédoncule attribué d'abord à <u>Hyocerinus</u> (CARPENTER, 1884) puis à <u>T. pontifer</u> (A.H. CLARK, 1915) .
<u>Calamocrinus diomedae</u>	0° 29' S - 89° 54' W	705 m	3	A.H. CLARK (1915), série type .
	6° 35' N - 81° 44' W	1410 m	1	A.H. CLARK (1915).
<u>Ptilocrinus pinnatus</u>	52° 39' N - 132° 38' W	2860 m	24	A.H. CLARK (1907), série type .
<u>Ptilocrinus brucei</u>	64° 48' S - 44° 26' W	4470 m	1	VANEY (1939), type.
	62° 10' S - 41° 20' W	3200 m	1	VANEY (1939).
<u>Ptilocrinus antarcticus</u>	70° 23' S - 82° 47' W	480 m	4	JOHN (1937), série type.
	70° 14' S - 89° 14' W	460 à 500 m	1	JOHN (1937), GISLEN (1939).
<u>Ptilocrinus</u> sp.	56° 40' S - 158° 45' E	1280 m	1	MAC KNIGHT (1973)
	64° 45' S - 82° 32' W	4506 m	1	MACURDA et MEYER (1976)
<u>Snachalypsicrinus nefertiti</u>	53° 11' N - 20° 05' W	2580 à	4	A.M. CLARK (1973), série type. ARCYANA (1978).
	à 53° 11' N - 20° 03' W	2432 m		
	56° 50' N - 35° 18' W	2562 m	2	

Les sources bibliographiques indiquées ont été limitées à celles où la localisation et la détermination ont été éventuellement précisées par rapport à la première description des espèces.

columnales fossiles attribuables aux Calamoeriminae ont été signalées dans le Paléogène pyrénéen de la bordure atlantique (ROUX et PLAZIAT, 1978).

Les Hyocerinidae vivent tous dans des biotopes relativement profonds (tabl. III). Seul, P. antarcticus remonte au niveau de l'étage épibathyal. Chez les Crinoïdes pédonculés, la vie à de grandes profondeurs (notamment celles supérieures à — 3 000 m) s'accompagne généralement d'une nette diminution de taille. Ceci ne s'applique guère aux Calamoeriminae dont des espèces de taille relativement grande vivent souvent au-delà de — 2 000 m et même dépassent — 4 000 m comme P. brucei. Ces espèces ont été récoltées sur des fonds océaniques correspondant à des reliefs volcaniques (dorsales, etc.) où des activités hydrothermales sont susceptibles de favoriser la croissance. On remarquera aussi que les espèces

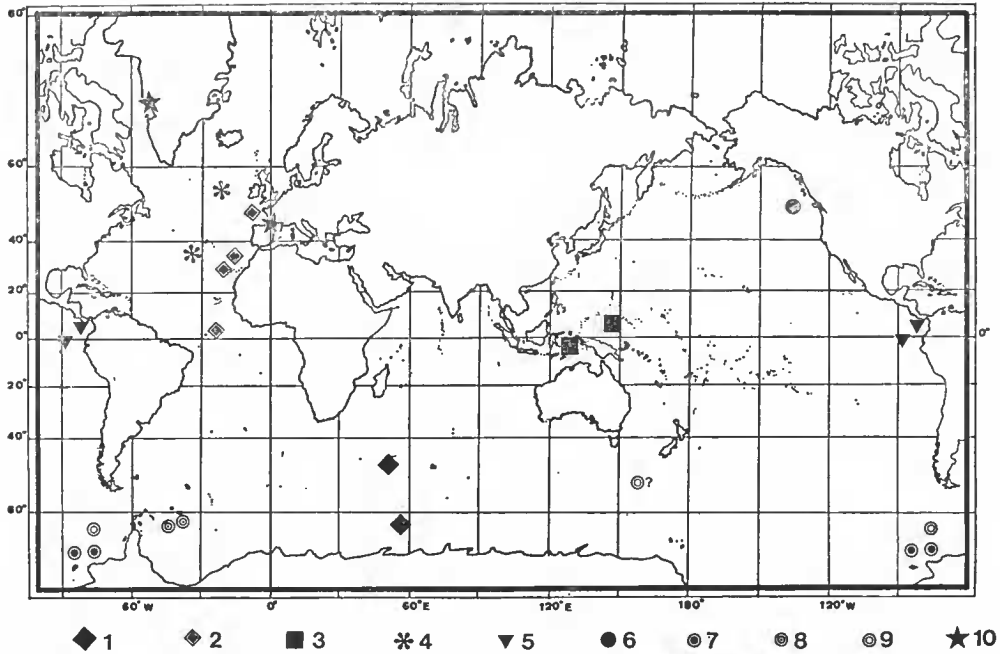


FIG. 2. — Biogéographie des Hyocrinidae : 1, *H. bethellianus* ; 2, *G. grimaldii* ; 3, *T. pontifer* ; 4, *A. nefertiti* ; 5, *C. diomedae* ; 6, *P. pinnatus* ; 7, *P. antarcticus* ; 8, *P. brucei* ; 9, *Ptilocrinus* sp. ; 10, gisements fossiles.

TABLEAU IV. — Appréciation du degré relatif d'évolution des espèces de Hyocrinidae.

Espèces	articulation du pédoncule	soudure des bacales	division des bras		différenciation des pinnules	position de la première pinnule	bilan global	
			(1)	(2)			hypothèse (1)	hypothèse (2)
<i>H. bethellianus</i>	A	E	A	B	A	A	6/4	0/3
<i>G. grimaldii</i>	A	C	B	B	A	C	2/2	2/2
<i>T. pontifer</i>	A	B	A	C	C	B	1/2	2/1
<i>A. nefertiti</i>	C	B	A	C	C	B	2/1	3/0
<i>C. diomedae</i>	C	A	C	A	C	C	4/1	3/2
<i>P. pinnatus</i>	B	C	A	C	C	C	3/1	4/0
<i>P. brucei</i>	B	C	A	C	C	C	3/1	4/0
<i>P. antarcticus</i>	C	C	B	B	C	C	4/0	4/3

De A à C : sens de l'évolution d'un caractère. Dans chacune des hypothèses concernant l'interprétation des ramifications brachiales, le bilan global est exprimé par le rapport du nombre de caractères jugés évolués (C) sur le nombre de caractères jugés archaïques (A). (Explications dans le texte.)

aux biotopes les moins profonds (entre — 450 m et — 1 500 m) sont celles qui présentent des cas de division des bras (*C. diomedae*, *P. antarcticus*, et les *G. grimaldii* récoltés par la « Thalassa »).

Même si la démarche reste dans le domaine des hypothèses, il est intéressant de tenter une approche des relations phylogénétiques existant entre les taxons de Hyocrinidae et donc d'apprécier le degré d'évolution des caractères. Le tableau IV reprend les principaux caractères en indiquant leur degré d'évolution supposé. On constate clairement que, chez une même espèce, des caractères évolués peuvent souvent côtoyer des caractères plus archaïques. L'appréciation des degrés d'évolution relatifs des différentes espèces est donc délicate. Toutefois des éléments de réflexion se dégagent.

Les critères d'évolution adoptés dans une première hypothèse sont ceux qui sont les plus fréquemment reconnus chez les crinoïdes pédonculés Articulata (Roux, 1978) :

- l'élévation de l'ordre de la symétrie multiradiée des facettes articulaires des colonnes,
- le développement de la ramification des bras,
- l'apparition d'une pinnulation régulière et bien développée,
- le déplacement de l'insertion de la première pinnule (considérée comme une ramification potentielle) vers la base des bras.

Dans cette hypothèse, *H. bethellianus* apparaît comme la forme la moins évoluée, tandis que *P. antarcticus* et *C. diomedae* seraient les formes les plus évoluées, et dans l'ensemble, les Hyocrininae posséderaient des caractères plus archaïques que les Calamocrininae.

Dans une seconde hypothèse, j'ai envisagé une polarité évolutive inverse pour la division des bras bien que le passage de bras ramifiés à des bras non divisés soit contraire aux tendances ontogénétiques connues chez les Crinoïdes (il faut alors envisager une évolution par un processus néoténique). Dans ce cas, *H. bethellianus* resterait l'espèce aux caractères

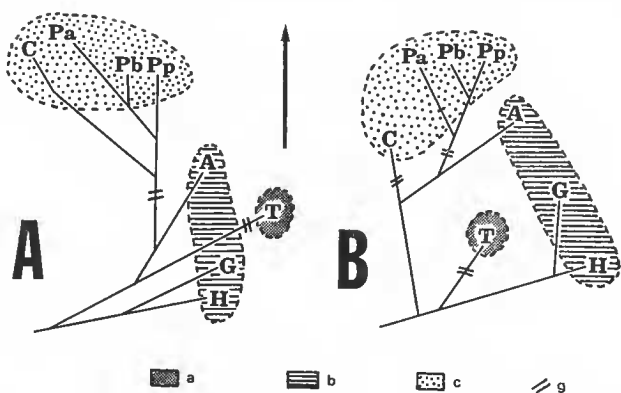


FIG. 3. — Relations phylogénétiques entre les espèces actuelles de Hyocrinidae : A, hypothèse 1, du tableau IV ; B, hypothèse 2, du tableau IV.

a : Pacifique occidental ; b : Atlantique ; c : Pacifique oriental ; g : isolement géographique par rapport à la province atlantique. La flèche indique le degré relatif d'évolution des espèces indiquées dans le tableau IV. A, *A. nefertiti* ; C, *C. diomedae* ; G, *G. grimaldii* ; H, *H. bethellianus* ; Pa, *P. antarcticus* ; Pb, *P. brucei* ; Pp, *P. pinnatus* ; T, *T. pontifer*.

les plus archaïques et les trois espèces de *Ptilocrinus* seraient les formes les plus évoluées. Parmi les Calamocrininae, *C. diomedae* deviendrait alors l'espèce la moins évoluée.

Dans les deux hypothèses *A. nefertiti* et *T. pontifer* possèdent 4 caractères sur 5 au même stade d'évolution, le caractère qui fait apparaître l'espèce *A. nefertiti* comme la plus évoluée correspond aux articulations du pédoncule. Cette ressemblance peut provenir soit d'une évolution parallèle ou convergente de la couronne, soit d'une parenté étroite, sans que l'on puisse se prononcer dans l'état actuel des connaissances. Le schéma phylogénétique (fig. 3 A) déduit de la première hypothèse me paraît le plus cohérent. Il implique une parenté entre *T. pontifer* et *A. nefertiti*, mais la séparation des Hyocrinidae en deux sous-familles peut paraître arbitraire. Celui déduit de la seconde hypothèse, (fig. 3 B) met en évidence deux lignées bien distinctes, justifiant la distinction des deux sous-familles. Il implique une simple convergence morphologique entre *T. pontifer* et *A. nefertiti*.

Il est très probable aussi que le développement de certains caractères (ramification des bras, pinnulation régulière par exemple) ait essentiellement une signification adaptative qui amène à nuancer l'une et l'autre des hypothèses envisagées.

La reconstitution historique suivante de l'évolution des Hyocrinidae paraît possible. La faune mésogéenne comportait les ancêtres des Hyocrininae. La fermeture de la Téthys a isolé deux stocks, l'un côté pacifique, l'autre côté atlantique. Le stock pacifique est aujourd'hui réduit à une espèce *Thalassocrinus pontifer* localisée en Indonésie. Les Calamocrininae s'individualisent à partir du stock atlantique lors de l'ouverture de l'Atlantique nord, leurs premiers représentants colonisent la dorsale médio-atlantique (*Anachalypsicrinus*) et passent côté pacifique à la faveur de rides équatoriales situées entre les Caraïbes et l'Amérique du Sud. Puis la communication entre l'Atlantique et le Pacifique oriental se ferme, isolant *Anachalypsicrinus* du stock pacifique. Au sein de ce dernier, le genre *Ptilocrinus* migre vers le nord (*P. pinnatus*) et vers le sud (*P. antarcticus* et *P. brucei*) tandis que *Calamocrinus* s'individualise entre les Galapagos et l'Amérique centrale. Les Hyocrininae atlantiques sont restés sur la bordure occidentale, *H. (Gephyrocrinus) grimaldii* s'individualisant du golfe de Gascogne à l'Équateur et *H. (Hyocrinus) bethellianus* migrant vers le sud jusque dans la partie sud-occidentale de l'océan Indien.

La distinction entre Hyocrininae et Calamocrininae peut se justifier ainsi d'un point de vue phylogénétique et biogéographique. La position d'*Anachalypsicrinus* reste néanmoins incertaine, compte tenu de sa position intermédiaire au plan phylogénétique et au plan biogéographique. Il manque, pour appuyer une telle reconstitution, une meilleure connaissance de l'ontogénèse des différentes espèces actuelles ainsi que des documents paléontologiques pour étayer les hypothèses. Or les pièces fossiles qui ont le plus de chance d'être recueillies sont des columnales, d'où l'importance des caractères des articulations du pédoncule qu'il convient de traduire dans la hiérarchisation des caractères.

Une des conséquences importantes de l'hypothèse avancée ici aboutit à une nouvelle interprétation de *Calamocrinus diomedae* qui, malgré quelques caractères archaïques, n'apparaît comme une forme relativement évoluée par rapport aux autres Hyocrinidae. Le développement de ramifications brachiales peut avoir essentiellement une signification écologique.



#### IV. CONCLUSION

Les caractères des articulations du pédoncule des Hyocrinidae ont permis de clarifier l'origine de ce groupe et sa classification. Les fortes affinités avec les Cyrtocrinida fossiles se trouvent confirmées, mais il paraît encore difficile de préciser de quelle famille jurassique les Hyocrinidae descendent. Deux sous-familles ont été distinguées : Calamocrininae avec les genres *Calamocrinus*, *Ptilocrinus* et probablement *Anachalypsicrinus*, et Hyocrininae avec les genres *Hyocrinus* et *Thalassocrinus*.

La biogéographie des espèces montre qu'au cours de leur histoire, les Hyocrinidae ont subi un important isolement géographique par suite de la fermeture de la Mésogée (séparation Atlantique-Pacifique) et d'une migration probable (au Crétacé supérieur ?) vers le Pacifique oriental avant la fermeture définitive de l'isthme de Panama.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGASSIZ, A., 1890. — Notice of *Calamocrinus diomedae*, a new stalked crinoid from the Galapagos dredged by the U.S. Fish Commission Steamer « Albatros ». *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **20** (6).
- 1892. — *Calamocrinus diomedae*, a new stalked crinoid. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, **17** (2) : 1-95, 32 pl.
- ARCYANA, 1978. — Atlas Famous. Gauthiers-Villard éd., Paris : 1-128.
- ARENDE, Y. A., 1974. — Les Crinoïdes pédonculés Cyrtocrinida (en russe). *Trans. Paleont. Inst.*, Moscou, **144** : 1-250, 38 fig., 37 pl.
- AUBOUIN, J., 1977. — Téthys, Atlantique et Pacifique : regard tectonique. *C.r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, **4** : 170-179, 4 fig.
- BATHER, F. A., 1908. — *Ptilocrinus antarcticus*, n. sp., a crinoid dredged by the Belgian antarctic expedition. *Bull. Acad. r. Belg.*, **3** : 296-299, 1 fig.
- CARPENTER, 1884. — Crinoidea. I : The stalked crinoids. *Rep. Challenger exped.*, Zool., London, **11** (32) : 1-440, 62 pl., 24 fig.
- CLARK, A. H., 1907. — A new stalked crinoid (*Ptilocrinus pinnatus*) from the Pacific coast with a note on *Bathocrinus*. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **32** : 551-554, 1 fig.
- 1911. — *Thalassocrinus*, a new genus of stalked crinoids. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **39** : 373-476.
- 1913. — The systematic position of the crinoid family Plicatoerinidae. *J. Wash. Acad. Sci.*, **3** : 494-499.
- 1915a. — A monograph of the existing crinoids, I : The Comatulids. *Bull. U.S. natn. Mus.*, **32** : 1-406, 513 fig., 17 pl.
- 1915b. — Die Crinoïden der Antarktis. *Dt. Südpol.-Exped.*, Berlin, Zool., **16** (8) : 101-209, 9 pl.
- CLARK, A. M., 1973. — Some new taxa of recent stalked crinoïdea. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Zool.), **25** (7) : 267-288, 6 fig., 2 pl.
- DODERLEIN, L., 1912. — Die gestielten Crinoïden der Deutschen Tiefsee Expedition. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. « Valdivia »*, **17** : 1-34, 9 fig., 12 pl.
- GISEN, T., 1939. — On the young of a stalked deep-sea crinoid and the affinities of the Hyocrinidae. *Lunds Univ. Arsskr. N. F.*, **34** : 1-18, 12 fig.

- HEEZEN, B. C., et C. HOLLISTER, 1971. — The face of the deep. Oxford Univ. Press, New York : 1-659.
- JOHN, D., 1037. — Crinoidea. Rapp. Sci. Voy. Belgique, Zool., Anvers : 1-11, 3 fig.
- KOEHLER, R., 1909. — Échinodermes provenant des campagnes du yacht Princesse Alice. *Résult. Camp. scient. Prince Albert I*, **34** : 1-317, 32 pl.
- KOEHLER, R., et F. A. BATHER, 1902. — *Gephyrocrinus grimaldii*, crinoïde nouveau provenant des campagnes de la Princesse Alice. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **15** : 68-72, 4 fig.
- LORIOU, P. DE, 1884. — Crinoïdes. Terrains jurassiques. *Paléontologie française*, Masson éd., Paris, **11** : 1-267, 229 pl.
- MAC KNIGHT, D. G., 1973. — Stalked crinoids from the New Zealand region. *N.Z. oceanogr. Inst. Records*, **1** (14) : 199-210, 2 fig.
- MACURDA, D. B., et D. L. MEYER, 1976. — The identification and interpretation of stalked erinoids (Echinodermata) from deep-water photographs. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, **26** (2) : 205-215, 4 fig.
- MOORE, R. C., R. M. JEFFORD, et T. H. MILLER, 1968. — Morphological features of erinoids eolumus. *Paleont. Contr. Univ. Kans.*, **8** : 1-130, 4 pl., 5 fig.
- RASMUSSEN, H. W., 1972. — Lower tertiary Crinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea from Northern Europe and Greenland. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.* **19** (7) : 1-83, 5 fig., 14 pl.
- 1978. — Crinoidea, Articulata, in *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Univ. Kans. Press., part T, **2** (3) : 813-927.
- ROUX, M., 1974. — Les principaux modes d'articulation des ossicules du squelette des Crinoïdes pédonculés actuels. Observations microstructurales et conséquences pour l'interprétation des fossiles. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D., **278** : 2015-2018, 4 fig.
- 1977. — Les Bourguetierinina (Crinoïdea) recueillis par la « Thalassa » dans le golfe de Gascogne : anatomie comparée des pédoncules et systématique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n° 426, Zool. 296 : 25-84, 17 fig., 10 pl.
- 1978. — Ontogénèse et évolution des Crinoïdes pédonculés depuis le Trias. Implications océanographiques. Univ. Paris-Sud, Orsay, Thèse, n° 2082 : 1-167, 51 fig.
- *Sous presse.* — Les Pentaerines recueillies par la campagne MUSORSTOM aux Philippines (Échinodermes, Crinoïdes pédonculés).
- ROUX, M., et J. C. PLAZIAT, 1978. — Inventaire des Crinoïdes et interprétation paléobathymétrique de gisements du Paléogène pyrénéen franco-espagnol. *Bull. Soc. géol. Fr.*, sér. 7, **20** (3) : 299-308, 6 fig.
- VANEY, C., et JOHN D. DILWYN, 1939. — Scientific Results of the voyage of S. Y. Scotia, 1902-04 : The Crinoidea. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **59** : 661-672, 3 fig., 1 pl.
- WYVILLE-THOMSON, C., 1876. — Notice of new living Crinoids belonging to the Apiocrinidae. *J. Linn. Soc., London*, Zool., **13** : 47-55, 4 fig.

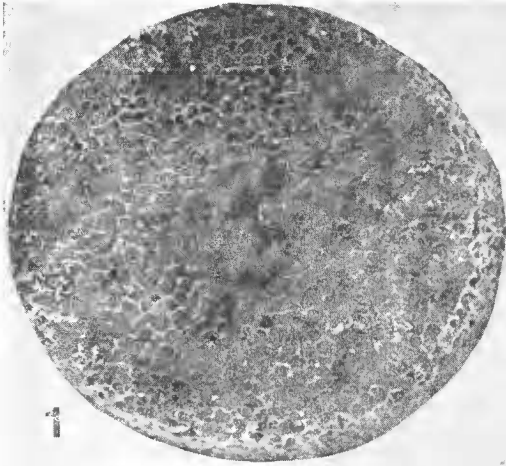
*Manuscrit déposé le 28 mai 1979.*

---

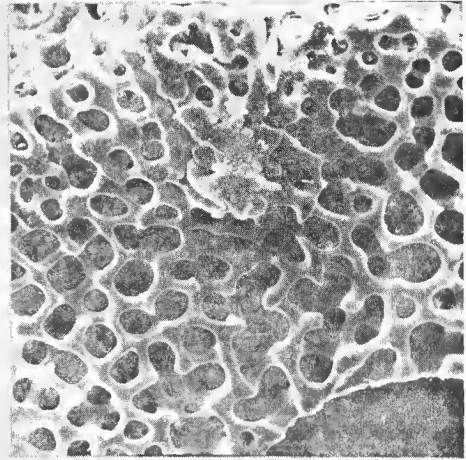
PLANCHE I

*Gephyrocrinus grimaldii* Koehler et Bather, 1902.

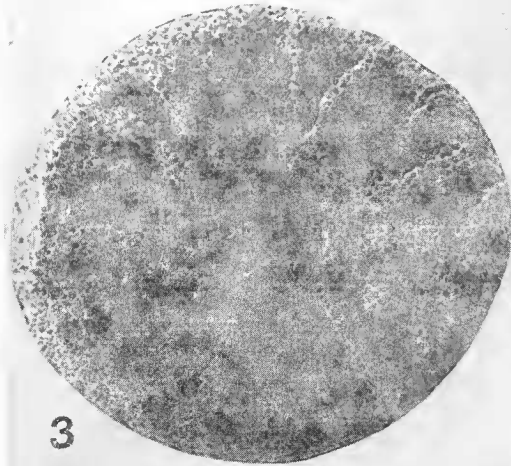
1. — Symplexie de la partie proximale du pédoncule, × 100.
2. — Naissance d'une unité crénulaire sur une des articulations proximales, × 250.
3. — Symplexie de la partie médiane du pédoncule, × 65.
4. — Même facette, × 120.
5. — Syzygie de la partie distale du pédoncule, × 43.
6. — Même facette, × 100.



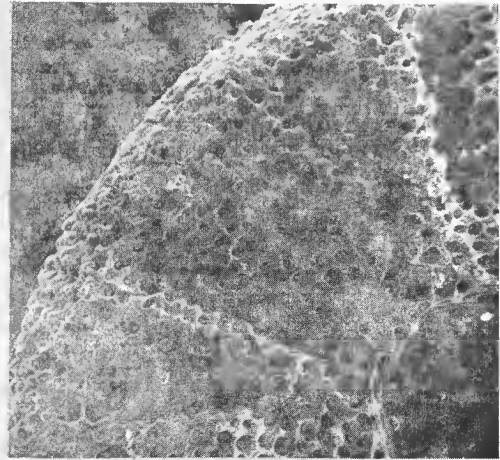
1



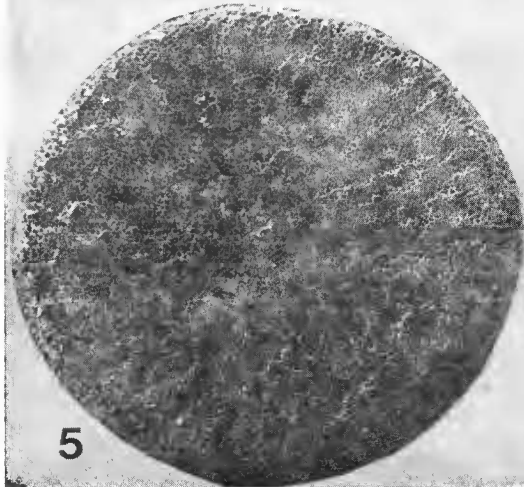
2



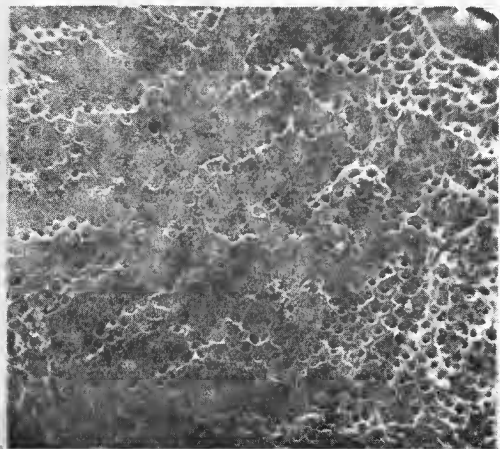
3



4



5



6

PLANCHE I

PLANCHE II

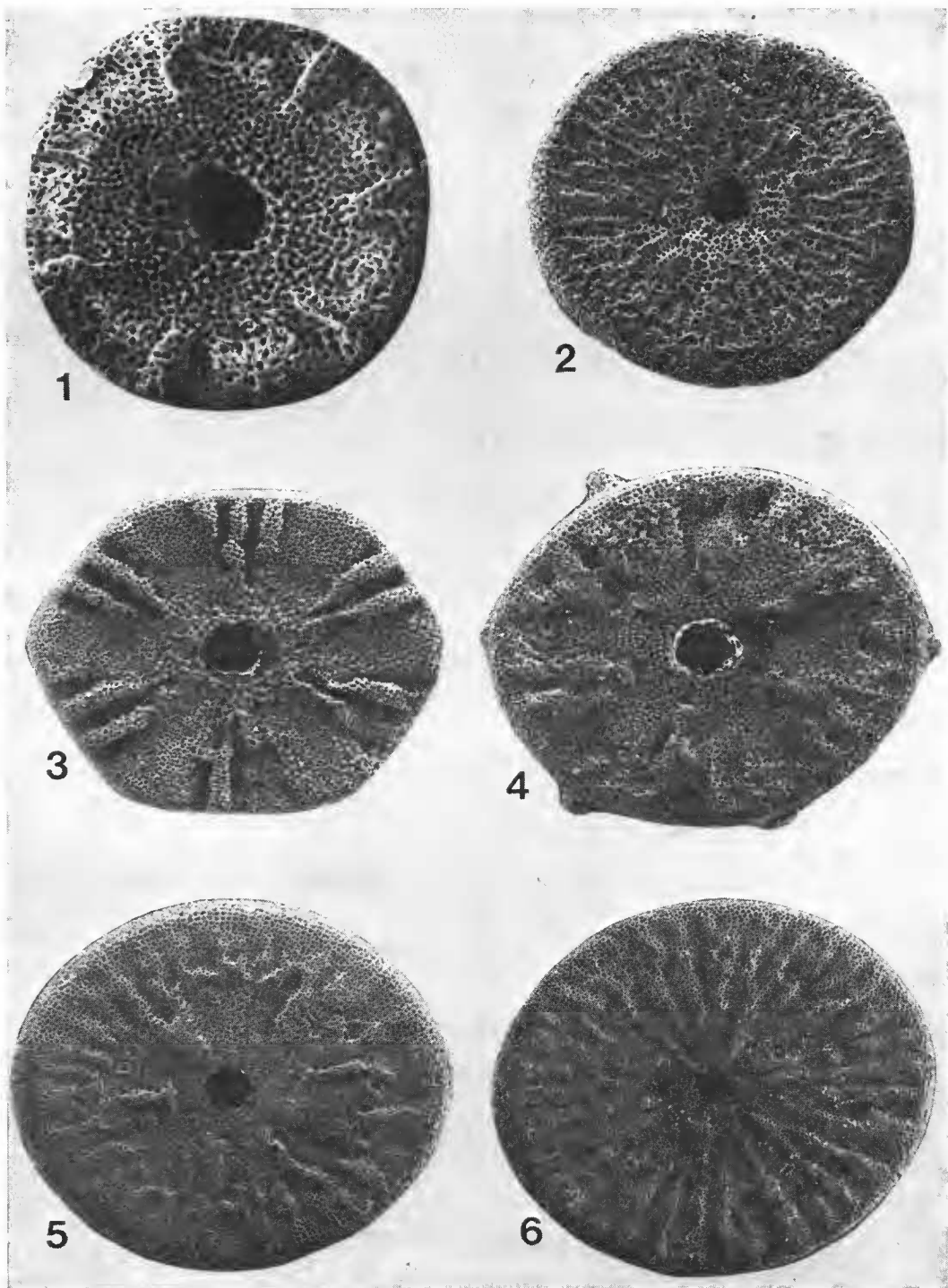
*Hyocrinus bethellianus* Wyville Thomson, 1876.

1. — Symplexie de la partie médiane du pédoncule,  $\times$  75.
2. — Syzygie de la partie distale du pédoncule,  $\times$  40.

*Thalassocrinus pontifer* A. H. Clark, 1915.

Vues légèrement obliques.

3. — Symplexie de la partie proximale du pédoncule,  $\times$  35.
4. — Symplexie de la partie médiane du pédoncule,  $\times$  45.
5. — Symplexie évoluant en syzygie, près de la partie distale du pédoncule, 40.
6. — Syzygie de la partie distale du pédoncule,  $\times$  35.



*PLANCHE II*

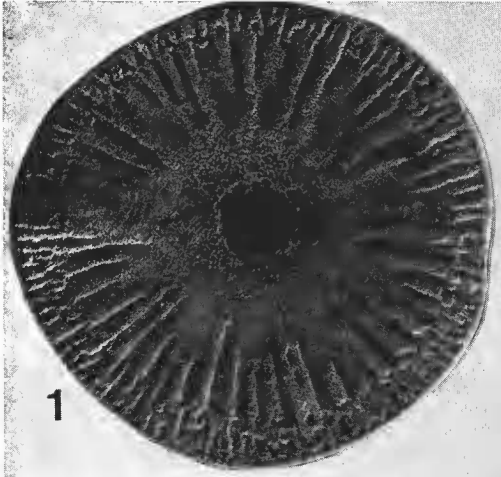
PLANCHE III

*Anachalypsicrinus nefertiti* A. M. Clark, 1973.

1. — Symplexie d'une columnale de la partie médiane du pédoneule,  $\times 15$ .
2. — Même facette,  $\times 35$ .
3. — Syzygie d'une columnale de la partie distale du pédoneule, centre de la facette montrant un stade juvénile symplexial,  $\times 30$ .
4. — Même facette, érenularium syzygial,  $\times 30$ .

*Ptilocrinus brucei* Vaney, 1939.

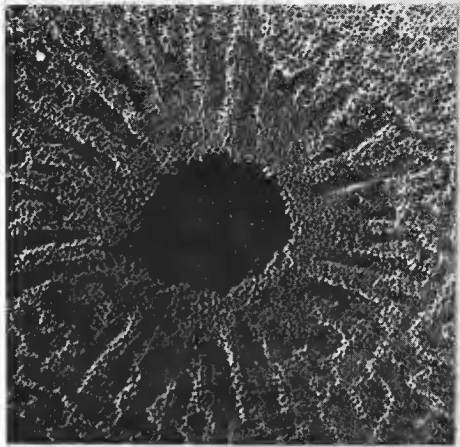
5. — Symplexie d'une columnale de la partie médiane du pédoneule,  $\times 40$ .
6. — Facette adjacente à la précédente, différents aspects du stéréome, du canal axial (à droite) à la bordure externe (à gauche),  $\times 95$ .



1



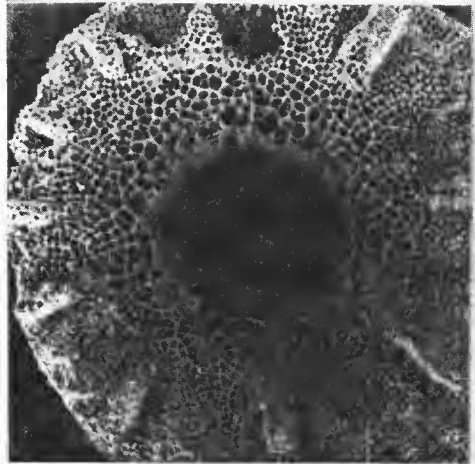
2



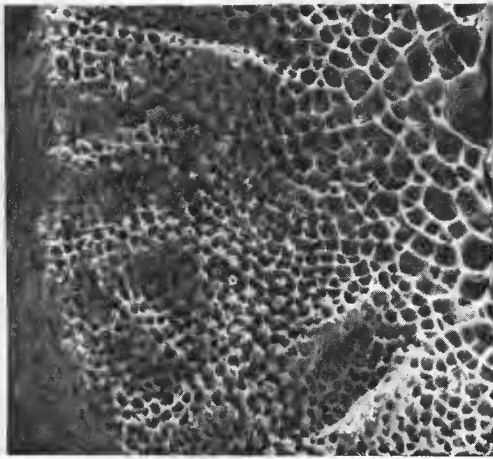
3



4



5



6

PLANCHE III

PLANCHE IV

*Ptilocrinus antarcticus* Bather, 1908.

1. — Symplexie de la partie médiane du pédoneule,  $\times 27$ .
2. — Même facette,  $\times 70$ .
3. — Même facette, détail d'une dépression correspondant au passage d'un faisceau de fibres collagènes,  $\times 140$ .
4. — Même facette, réseau à larges mailles en bordure du lumen,  $\times 500$ .
5. — Symplexie d'une partie plus distale du pédoneule,  $\times 25$ .
6. — Même facette, développement d'un réseau syzygial au niveau du crénularium,  $\times 100$ .



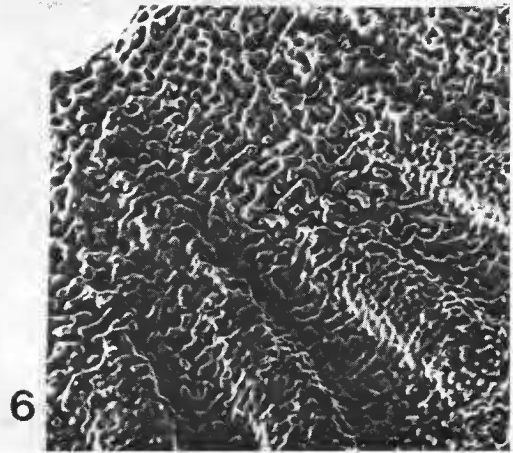
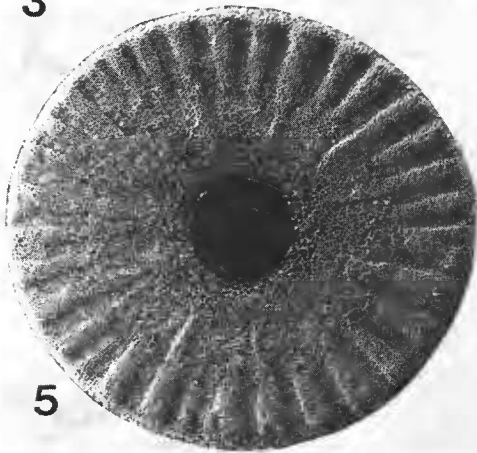
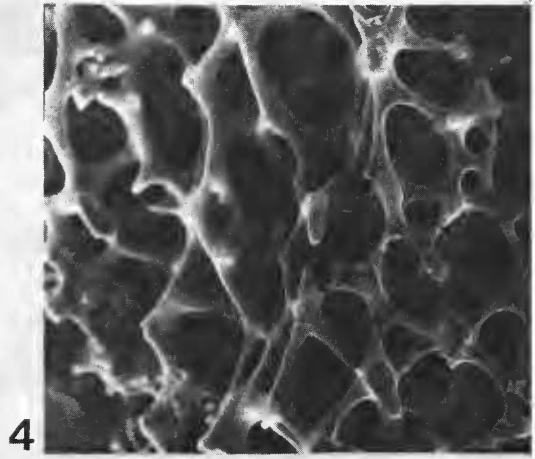
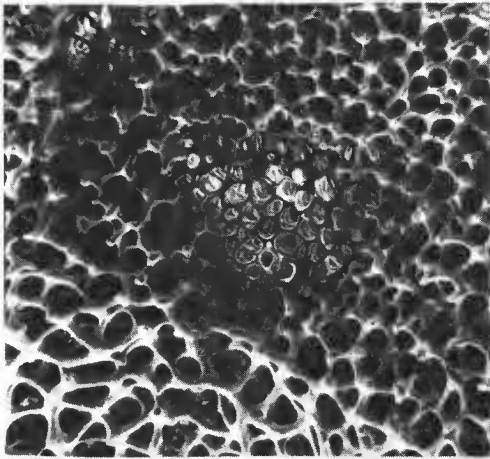
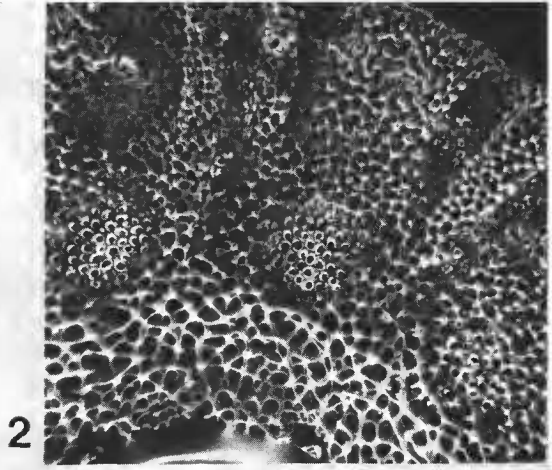
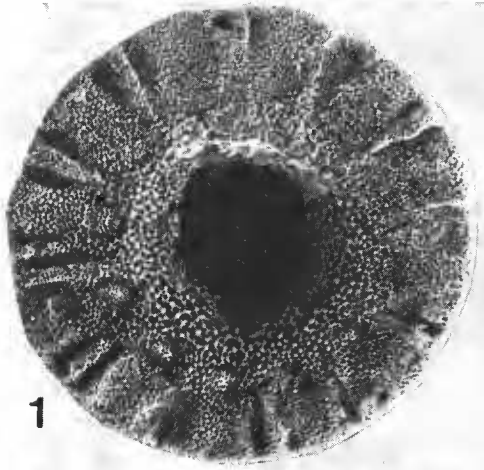


PLANCHE IV

PLANCHE V

*Ptilocrinus pinnatus* A. H. Clark, 1907.

Symplexie d'une columnale de la partie médiane du pédoneule.

1. — Vue de deux unités crénulaires et de l'espace intercrénulaire,  $\times 85$ .
2. — Même facette, canal axial et périlumen,  $\times 85$ .
3. — Comme fig. 1, mais sur la facette adjacente,  $\times 85$ .
4. — Même facette, réseau synostosal intercrénulaire,  $\times 300$ .
5. — Même facette, unité crénulaire,  $\times 170$ .
6. — Même facette que fig. 1, unité crénulaire,  $\times 170$ .

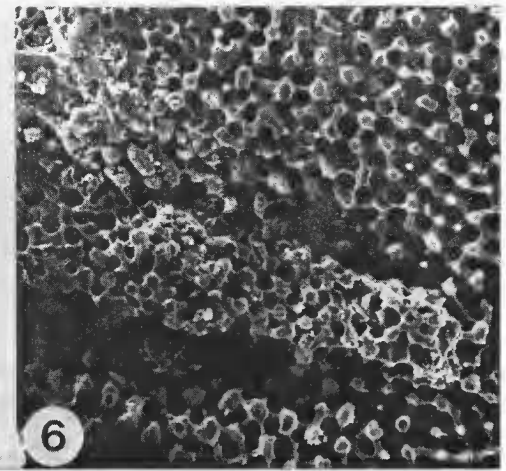
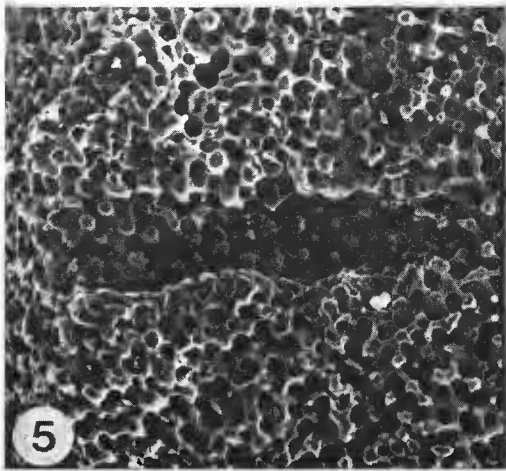
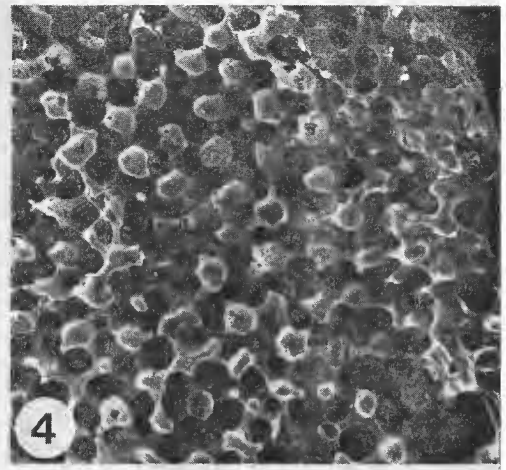
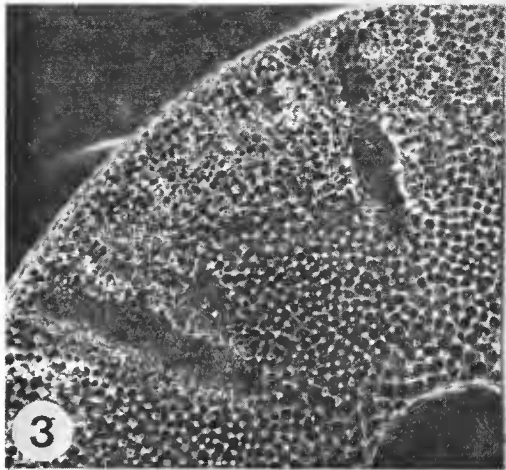
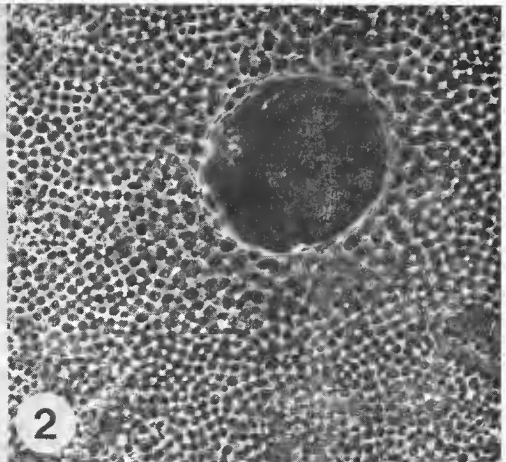
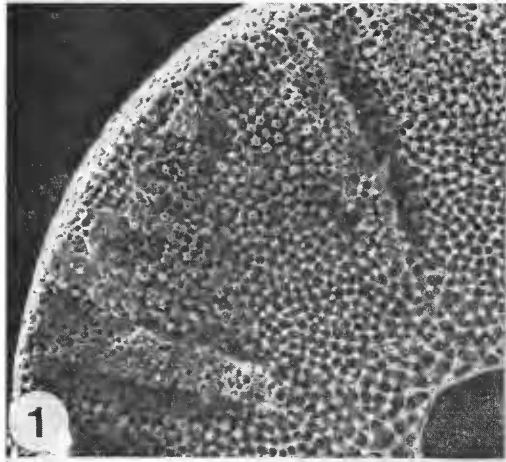


PLANCHE V

